

ZÁRÓJELENTÉS

Hettyey Attila: Szexuális szelekció a barna varangynál (*Bufo bufo*). – A párválasztás evolúciós okai és következményei. (Fiatal kutatói pályázat F-61374)

1. A párválasztás egyeden belüli és egyedek közötti konzisztenciája és a választás utódminőségre kifejtett hatása

Párválasztásos vizsgálatokat végeztünk a mocsári békán (*Rana arvalis*) olyan módon, hogy 5 nősténynek felkínáltuk ugyanazt az 5 hímiből álló csoportot, ezt 3, egyenként 5 hímiből és 5 nőstényből álló csoporttal ismételtük meg. Azért ezzel a fajjal végeztük el először ezt a vizsgálatot, mert itt a testméreten kívül a színezet másodlagos nemi jellegként igen feltűnő különbségeket mutat a nőstények és a hímek között, így a tervezett vizsgálat céljainak megvalósítására alkalmasabb modellfajnak tűnt. A vizsgált kérdések azonban a tervekhez képest nem változtak. A párválasztásos kísérletben részt vett egyedeket mesterséges megtermékenyítés útján szaporítottuk, majd a kikelő ebihalakat mezokozmosz-jellegű körülmények között (20 liter vízzel teli, tóvízzel inokulált, falevelekkel és plussz-táplálékkal ellátott, szabadban elhelyezett műanyag dobozokban) neveltük és az átalakulás megkezdése előtt konzerváltuk. Az ebihalakon morfológiai, valamint fejlettségi méréseket végeztünk. A szülőegedek genetikai hasonlóságát AFLP és mikroszatellita markerek segítségével meghatároztuk, így lehetőségünk van ezen tényező és az utódok rátermettsége közötti összefüggés vizsgálatára. A petékbe juttatott hormonok és karotinoidok vizsgálatára nem volt lehetőségünk a szülőegedekből kinyert peték alacsony száma miatt, ehelyett végezzük a szülőegedek genetikai hasonlósága és az utódok rátermettsége közötti kapcsolat vizsgálatát. Az adatok feldolgozásra várnak, az eredményekből 2010 nyarán tervezünk kéziratot írni.

Barna varangynál (*Bufo bufo*) is vizsgáltuk, hogy a nőstények mutatnak-e párválasztást, ha az intenzív hím-hím versengés ellenére esélyük adódik erre. Szaporodóképes nőstényeknek szimultán kínáltunk fel négy, testméretben eltérő hímeket terepen felállított választókamrákban. Mértük, hogy a nőstények az egyes hímek közelében mennyi időt töltöttek el, valamint hogy a hímek mennyire voltak aktívak. A hímek megcserélése után megismételtük a kísérletet, hogy kontrollálhassuk a nőstények iránypreferenciájára, és hogy tesztelhessük a preferencia

nőstényeken belüli konzisztenciáját. A kísérlet lefolytatása során nem kaptunk preferenciát a választásra felkínált hímek között, amit okozhatott a kísérleti körülmények okozta stressz is. Ezért, feltételezve a rendelkezésre álló búvóhelyek és a kísérleti körülményekhez való akklimatizáció stresszcsökkentő hatását, megismételtük a kísérleteket avarral felszórt arénákban, a kísérlet megindítását megelőzően 24 órán át a válsztókamrákban tartott nőstényekkel is, de a teszt ebben az esetben sem hozott értékelhető eredményt. Mivel elképzelhető, hogy a párválasztás csak vízben történik, a preferencia-teszteket a válsztókamrák vízbe helyezése után is elvégeztük, de választásra utaló viselkedést ekkor sem tapasztaltunk. Vizsgálatunkból úgy tűnik, a barna varangy nőstények közvetlenül nem befolyásolják azt, hogy melyik hím álljon velük párba.

Bár nem sikerült kimutatni preferenciát a barna varangy nőstényeknél, a kísérlet második tervezett részét elvégeztük, hiszen az utódok minőségének genetikai meghatározottsága önmagában is érdekes. Éppen ezért 5 nőstényt 8 hímrel faktoriálisan, azaz az összes hímrel az összes nősténnyel mesterségesen szaporítottuk. Minden család petéi közül véletlenszerűen kiválasztottunk 100-at, és ezeket 10-es csoportokra osztva neveltük kelésig laboratóriumi körülmények között. Keléskor feljegyeztük az élő egyedek számát, majd minden egységből 4 egyedet véletlenszerűen kiválasztva egyesével szétosztottunk 0,5 liter tisztított és levegőztetett vizet tartalmazó műanyag poharakba. A négyféle kezelés a következő volt: 1) ad libitum táplálék, állandó vízszint, 2) csökkentett táplálékmennyiség, állandó vízszint, 3) ad libitum táplálék, csökkentett vízszint, 4) csökkentett táplálékmennyiség, csökkentett vízszint. Vizsgáltuk a túlélési rátát, az átalakulásig eltelt időt, valamint az átalakuláskor elért testtömeget. A kísérlet eredményei feldolgozásra várnak, a kéziratot 2010 őszén tervezzük megírni.

A hím-hím versengés igen intenzív a barna varangynál, így nőstényválasz híján végeztünk egy kísérletet annak megállapítására, hogy az ivaron belüli, szaporodási partnerért folytatott versengésben sikeresebb hímek utódai jobb életképességűek-e. Ehhez egyedileg jelölt hímek csoportjait tartalmazó mesterséges tavakba ismételten nőstényeket helyeztünk és feljegyeztük, melyik hímnek hány nősténnyel sikerült párbaállni, esetleg peterakásig párban is maradni. A terepi kísérlet után az állatokat laboratóriumba szállítottuk, ahol mesterséges megtermékenyítéssel terveztük őket szaporítani. Sajnos az egyik hűtő, amiben a mesterséges megtermékenyítésig a nőstényeket tartottuk, nem működött jól és túlhűtötte őket. Bár az állatok nem sérültek, petéik termékenysége drasztikusan lecsökkent, így a kísérletet félbe kellett szakítanunk.

2. Barna varangy hímek szaporodási potenciálja

A barna varangy hímek szaporodási potenciáljával foglalkozó vizsgálat nem szerepelt a tervek között. A pályázat megírása után megjelent külföldi vizsgálatok azonban felhívták figyelmünket arra, hogy ha a hímek szaporodási potenciálja limitált, az nagy hatást fejthet ki a szaporodási rendszerre és a szexuális szelekció folyamataira, ezért végeztünk vizsgálatokat ebben az irányban. Először azonos (közepes) méretű barna varangy hímek szaporodási potenciáljának változását vizsgáltuk ismételt párzások során, laboratóriumi körülmények között. Az egymást követő párzások folyamán mind a megtermékenyítési siker, mind az ejakulátumokban található spermiumok száma, mind a hímek szaporodásra való hajlandósága csökkent, és a herékben is kevesebb spermiumot találtunk a párzásokat követően felboncolt hímeknél, mint a nászidőszak elején felboncoltakknál. Az ejakulátumméret nem állt összefüggésben sem a nőstény méretével, sem a lerakott peték számával. A vizsgálatból készült cikk a *Biological Journal of the Linnean Society* nevű folyóiratban jelent meg.

A szaporodási potenciál testméretfüggését természetközeli körülmények között is vizsgáltuk. Azt a hipotézist teszteltük, hogy a szaporodási potenciál kis hímeknél kisebb, mint nagy hímeknél, mivel kisebb hímek többet nyerhetnek azzal, ha szaporodás helyett növekedésbe fektetnek be, mivel így hamarabb elérhetik a nagy testméretet, ami biztosítja számukra a nagy párzási sikert. Kis és nagy hímeket tartottunk egyesével mesterséges tavakban és ismételten pároztattuk őket. Vizsgáltuk a megtermékenyítési sikert, a párbaállási hajlandóságot, valamint a spermakészletek mennyiségi és minőségi (spermiumok átlagos életideje) változásait. Előzetes eredmények szerint a kis hímek által elért megtermékenyítési siker nem különbözött a nagy hímekétől sem az első, sem a későbbi párzások során és nem veszítették el gyorsabban párzási hajlandóságukat sem. A spermiumkészletek mennyiségében és minőségében sem találtunk jelentős különbségeket kis és nagy hímek között. Eredményeink szerint tehát, bár a kis hímek kis eséllyel tudnak ismételten párzani, nem kisebb a szaporodási potenciáljuk, mint a nagy hímeknek, amelyek jó eséllyel többször is párzanak egy nászidőszak alatt. Az adatok feldolgozás alatt állnak, a kézirat megírása folyamatban van, a kéziratot 2009 őszén fogjuk a *Behavioral Ecology and Sociobiology* nevű folyóirathoz elküldeni.

3. Ragadozó-indukált fenotípusos válasz barna varangy ebihalaknál

A párválasztás célozhatja a megnövekedett utód-életképességet biztosító 'jó gének' megszerzését. Ilyen 'jó gének' lehetnek a fenotípusos plaszticitás kifejeződésének mértékét befolyásoló gének: ha jelen vannak ragadozók, a prédaállatok fenotípusa (viselkedése, morfológiája, egész életmenete) módosul, ami megnövelheti az adott ragadozóval szembeni védettségét. Amennyiben bizonyos hímek utódai erősebb és így hatékonyabb védelmet nyújtó választ adnak ragadozók jelenlétére, ezeket az egyedeket előnyben részesíthetik a nőstények párválasztáskor. Megvizsgáltuk barna varangy ebihalakon, hogy megfigyelhető-e náluk ragadozó-indukált fenotípusos plaszticitás és hogy ez a fenotípusos válasz hogyan befolyásolja túlélési esélyeiket ragadozók nem-letális és letális jelenlétében. 10 család ebihalait neveltük ketrecbe zárt ragadozók (óriásszitakötő lárvái) jelenlétében, vagy hiányában és vizsgáltuk a túlélést, a fejlődési sebességet, a viselkedést és a morfológiát. Előzetes eredményeink szerint a barna varangy ebihalak csökkent úszási aktivitást mutatnak minden ragadozási esemény után. Ragadozók nem-letális jelenlétében alacsonyabb volt az ebihalak túlélése, mint ragadozók hiányában, ami arra utal, hogy a ragadozók jelenlétében történő fejlődés költséges lehet. Szabadon úszó ragadozókkal végzett kísérletekben az indukált fenotípussal rendelkező ebihalak túlélése nem volt nagyobb a ragadozó nélkül nevelt ebihalakénál. A morfológiára és a fejlődési sebességre vonatkozó adatok még elemzésre várnak. Eredményeink arra utalnak, hogy bár a varangy ebihalak érzékelik a ragadozók jelenlétét és reagálnak is rá, a fenotípusos válasz, legalábbis a tesztelt ragadozóval szemben, nem nyújt megnövekedett védelmet. A vizsgálat eredményeiből előre láthatóan 2010 telén fogunk kéziratot összeállítani

4. Másodlagos (közvetett) nőstényválasz erdei békáknál

Kísérletesen vizsgáltuk, hogy milyen viselkedésbeli mechanizmusokkal tudják a nőstények érvényre juttatni párzási preferenciájukat olyan párosodási rendszerekben, amelyeket a hímek által gyakorolt szexuális erőszak ural és ahol a nőstények látszólag passzív elviselői a hímek által diktált párzási mintázatnak. Két közelrokon békafajt (*Rana dalmatina* és *R. temporaria*) használtunk, amelyek szimpatrikusak, gyakran alkotnak vegyes fajú párokat, de nem képesek életképes hibrid utódok létrehozására. Két bajuszos békával végeztük ezt a kísérletet barna varangy helyett, mert előbbieknél esetében a rátermettség-következményekben sokkal nagyobb a variancia, mint csak fajon belüli párzások esetén, így nagyobb az esélye annak, hogy kialakult és megfigyelhető a másodlagos nőstényválasz. *R. dalmatina* nőstényeket állítottunk párba azonos,

vagy más fajhoz tartozó hímmel, a párokat magányos *R. dalmatina* hímekeket tartalmazó mesterséges tavakba helyeztük, majd figyeltük a hímeke és nőstények viselkedését. Az idegen hímmel párba állított nőstények nem viselkedtek feltűnően, hogy magukra irányítsák a fajtárs hímeke figyelmét, de késleltették a peterakást és kevesebb petét raktak, mint a fajtársakkal párban álló nőstények. Néhány nőstény lerakta petéinek egy részét, ezt követően az idegen hím pozícióját átvehette egy fajtárs hím, ami megtermékenyíthette a második adag petét. Hasonló, ismételt peterakást fajtárs hímekekkel történő párzásoknál egyszer sem figyeltünk meg. Eredményeinkből úgy tűnik, a nőstények képesek érzékelni a velük párbaállt hím faji hovatartozását és hatékony módszereik vannak párzási preferenciáik érvényre juttatására. Az eredményekből írt cikket az *Animal Behaviour* nevű folyóirat közlésre elfogadta.

5. Hím-hím versengés az erdei békánál

Az előző kísérletben értékes adatokat gyűjtöttünk az erdei béka hímeke közötti, párzási partnerért folyó versengésről és a fajon belüli közvetett nőstényválaszról, ezeket azonban nem vettük bele az előző kéziratba. Előzetes eredmények azt mutatják, hogy a párbaállás sebessége nem függ a hímeke testméretétől, de a nagyobb hímeke sikeresebbek a párzási partner megszerzésében és megtartásában, mint a kisebb hímeke. Elemezni fogjuk a nőstények viselkedését is annak megállapítására, hogy elősegítik-e a nagyobb hímekekkel történő párzások bekövetkeztét. A kéziratot 2009 telén fogjuk a *Journal of Zoology* nevű folyóirathoz elküldeni.

6. Ragadozó-indukált fenotípusos válasz erdei béka ebihalaknál

Végeztünk egy a 3-as pontban leírthoz hasonló vizsgálatot erdei béka ebihalak és négyféle ragadozó bevonásával is. Ragadozóként a lópiócát (*Haemopsis sanguisuga*), óriásszitakötő (*Anax imperator*) lárváit, viziskorpiót (*Nepa* sp.) és a pettyes gőtét (*Triturus vulgaris*) használtunk. Vizsgáltuk, hogy a szabadon úszó ragadozók, milyen fejlettségi stádiumig és milyen hatékonysággal fogyasztják a petéket, majd az ebihalakat, ketrecbe zárt ragadozók jelenlétében meghatároztuk, hogy az egyes ragadozók hogyan befolyásolják az ebihalak testalkatát, méretét és viselkedését, végül szabadon úszó ragadozók jelenlétében teszteltük a különböző nevelési környezetekből származó ebihalak túlélését. Vizsgálatunkban a különböző ragadozók más-más fejlettségi stádiumig és egymástól jelentősen eltérő rátával fogyasztották az erdei béka lárváit. A ragadozók mellett nevelt ebihalak morfológiája és viselkedése különbözött a kontroll egyedektől

és mindezen fenotípusos válaszok kifejeződésének mértéke összhangban volt az egyes ragadozótípusok 'veszélyességével'. Végül, a ragadozó-indukált fenotípussal rendelkező ebihalak nagyobb eséllyel éltek túl a kontroll ebihalakhoz képest. Így megállapíthatjuk, hogy az erdei béka esetében a plasztikus válasz több életmenet-jellegben is megjelenik és ezek összességükben elősegíti az ebihalak túlélését. A vizsgálatból két szakdolgozat született, az eredményeket konferencián is bemutattuk, a kézirat előkészületben van és 2009 őszén fogjuk a *Journal of Evolutionary Biology* nevű folyóirathoz elküldeni.

A fenotípusos válasz erejét befolyásoló külső (környezeti) tényezők vizsgálatára is végeztünk egy kísérletet. Az ismert, hogy a fenotípusos változások lehetnek ragadozó-specifikusak, azt azonban nem tudjuk, hogy ezeket a változásokat a ragadozók mely tulajdonságai váltják ki. Kísérletesen vizsgáltuk ragadozók faji hovatartozásának, akut veszélyességének és táplálékfelvételi módjának jelentőségét a specifikus válasz kialakulásában. Erdei béka (*Rana dalmatina*) ebihalakat neveltünk ketrecbe zárt ragadozók (göte és szitakötőlárva) jelenlétében ill. hiányában. A ragadozókat egy vagy három ebihallal etettük két naponta az ebihalakat tartalmazó dobozokon kívül. A ragadozókat etetés után táplálkozási maradványaikkal és anyagcsere-végtermékeikkel együtt, vagy mosás után tiszta vízzel együtt helyeztük vissza a fokális ebihalakat tartalmazó dobozokba. A kezeléseket faktoriálisan variáltuk (2 ragadozófaj x 2 táplálékmenyiség x 2 etetési mód = 8 kezelés + 1 kontroll) és 10 blokkon belül random módon elhelyezve futtattuk. Tíz és harminc nappal a kísérlet kezdete után vizsgáltuk az ebihalak aktivitását, testméretét és testalakját. Eredményeink szerint mindhárom általunk vizsgált tényező befolyásolja a plasztikus válasz erejét. Az ebihalak erősebb viselkedésszerű és testalakbeli választ adtak a szitakötőlárva jelenlétére, mint a götére, és a látszólag veszélyesebb ragadozó jelenlétére, mint a kevésbé veszélyesére. Az ebihalak ugyanakkor kevésbé csökkentették aktivitásukat 'jóllakott', illetve olyan ragadozó jelenlétében, ami testén kívül szét darabolta táplálékát lenyelés előtt. Eredményeink arra utalnak, hogy az ebihalak ragadozóik több tulajdonságára vonatkozó információt használhatnak fenotípusos válaszaik kialakításakor és ezek optimalizálása céljából. A vizsgálat eredményeit bemutattuk konferencián, a kézirat előkészületben van, 2009 őszén fogjuk az *Oikos* nevű folyóirathoz elküldeni.

7. A mocsári béka párbaállási mintázatainak fenológiája és egy lehetséges oka

A terepi vizsgálatokban a barna varangynál nem sikerült kimutatnom párválasztást ezért más fajokat is bevontam a vizsgálatokba. Első lépésként finn kutatókkal (Juha Merilä és Anssi Laurila) több éve fennálló együttműködés keretein belül két svédországi mocsári béka (*Rana arvalis*) populációra vonatkozó adatsort elemeztem. Ezen adatok feldolgozásával kapott eredmények szerint a hím békák színezete függ a testhőmérséklettől és szoros összefüggésben áll a nászidőszak időbeli lefutásával. Emellett a hímek kék színezetének intenzitása kapcsolatba hozható szaporodási sikerükkel is. Ezek értelmében úgy tűnik, hogy a mocsári béka feltűnő nászruhája szerepet játszhat a nőtények párválasztásában, vagy a hím-hím versengésben. Az eredményeket összefoglaló cikk az *Amphibia-Reptilia* nevű folyóiratban jelent meg.

Ahogy arra az előbb említett vizsgálatunk eredményei utaltak, a hímek kék színezete szerepet játszhat a párválasztásban. Ennek lehetséges oka, hogy a 'fenotípushoz kapcsolt fertilitás'-hipotézisnek megfelelően a kékebb hímek jobb megtermékenyítő képességgel rendelkeznek. Ezen lehetőség vizsgálatára összevetettük mocsári béka hímek színezetét a heréikben tárolt spermiumok számával. Várakozásainkkal ellentétben nem találtunk pozitív összefüggést a hímek kéksége és a rendelkezésükre álló spermiumok száma között. A színezet így, ha a párválasztásban szerepet játszik, más jellegről közvetíthet információt a nőtények felé, például 'jó gének' hordozását, vagy jó spermaminőséget jelezhet. A kéziratból készült cikket az *Amphibia-Reptilia* nevű folyóirat közlésre elfogadta.

8. Mesterséges megtermékenyítés petezsinórral szaporodó kétéltűeknél

Kétéltűeken végzett vizsgálatok gyakran alkalmaznak mesterséges megtermékenyítést, ebben a taxonban ez a legtöbb esetben könnyen kivitelezhető. A Leszek Berger és munkatársai által kidolgozott protokollt sok fajon kipróbálták és jól működik a legtöbb kétéltűnél. Ahogy kísérleteink során kiderült, a barna varangy nem tartozik ezen fajok közé. A hagyományos módszerrel nem sikerült életképes embriókhoz jutnunk, valószínűleg azért, mert a peterakásra kész nőtényekből kiboncolt petékre a varangyok esetében még nincsenek ráarakódva a megtermékenyítéshez szükséges peteburkok. Megkíséreltük a peték kiboncolása helyett azok lerakását hormoninjekcióval indukálni. Ez sikerült, a peték ekkor rendelkeztek a szükséges peteburkokkal, a hímekből kinyert spermiumszuszpenziókkal nagyarányú megtermékenyítési sikert értünk el. A módszert sikerrel alkalmaztuk az ugyancsak petezsinórral szaporodó és a hagyományos mesterséges megtermékenyítési protokollt követve ugyancsak nem szaporítható

barna ásóbékákon (*Pelobates fuscus*) is. Eredményeinket egy módszertani cikkben fogjuk összefoglalni, de ehhez nagyobb mintaszámokra lesz szükségünk és szeretnénk a zöld varangyot is bevonni, így hosszabb ideig fog tartani, míg a cikk elkészül és megjelenik.

9. A párválasztás közvetett előnyei

A párválasztás közvetett előnyeinek vizsgálatával foglalkozó eddigi vizsgálatok mindig csak az egyes részelméletek tesztelését vállalták magukra, gyakran a közvetlen előnyök, az anyai hatások, vagy a differenciális allokáció figyelmen kívül hagyása mellett, így a közvetett előnyök tényleges jelentőségéről még ma, rengeteg ezzel foglalkozó kutatás eredményeinek ismeretében is igen keveset tudunk. Nagy szükség van tehát olyan vizsgálatokra, amik a közvetett genetikai előnyök mindkét fajtáját (additív és nem-additív genetikai előnyök) egyszerre és egyéb hatásoktól függetlenül vizsgálják és ezeknek nagyságát közvetlenül egybevetik a párválasztási mintázatokkal. A pályázat témájához szorosan kapcsolódó, összefoglaló jellegű, elméleti kézirat az *Ethology* nevű folyóiratnál van elbírálás alatt.

Megjelent és közlésre elfogadott cikkek

Hettyey A, Vági B, Hévizi G, Török J 2009. Changes in sperm stores, ejaculate size, fertilization success, and sexual motivation over repeated matings in the common toad, *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 361-371.

Hettyey A, Herczeg G, Laurila A, Crochet P-A, Merilä J 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male Moor Frogs (*Rana arvalis*). *Amphibia-Reptilia*, 30: 37-43.

Hettyey A, Baksay S, Vági B, Hoi H Counter-strategies to sexual coercion by heterospecifics in female frogs. *Animal Behaviour*, közlésre elfogadva.

Hettyey A, Herczeg G, Hoi H 2009. Testing the phenotype-linked fertility hypothesis in male Moor Frogs (*Rana arvalis*) exhibiting a conspicuous nuptial colouration. *Amphibia-Reptilia*, közlésre elfogadva.

Közlésre elküldött és előkészületben álló kéziratok

Hettyey A, Hegyi G, Puurtinen M, Hoi H, Török J, Penn DJ. Mate choice and genetic benefits: Time to put the pieces together. Közlésre elküldve az *Ethology* nevű folyóirathoz.

Hettyey A, Vági B, Hoi H. Reproductive potential of males is not tailored to the probable number of matings in the common toad (*Bufo bufo*). előkészületben; célfolyóirat: *Behavioral Ecology and Sociobiology*

Hettyey A, Vincze K, Zsarnóczai S, Hoi H, Laurila A. Benefits and costs of predator-induced phenotypic changes in early life stages of the agile frog (*Rana dalmatina*). előkészületben; célfolyóirat: *Journal of Evolutionary Biology*.

Hettyey A, Zsarnóczai S, Vincze K, Hoi H, Laurila A. Predator-traits affecting induced defences in *Rana dalmatina* tadpoles. előkészületben; célfolyóirat: *Oikos*.

Tervezett kéziratok

Hettyey A, Höglund J, Laurila A. Indicators of good genes, parental genetic dissimilarity and their effects on induced defences in *Rana arvalis*.

Hettyey A, Hoi H. Additive and non-additive genetic components of offspring viability traits in *Bufo bufo*.

Hettyey A. Artificial fertilization in European toads.

Hettyey A, Hoi H. Male-male competition and indirect female choice in *Rana dalmatina*.

Hettyey A, Hoi H. Predator-induced changes in the life-history of *Bufo bufo* tadpoles.

Ismeretterjesztő közlemények

Strnadl S (2009) Alles, was Sie über Krötensex wissen wollten: Wie oft können Krötenmännchen? Wie finden Weibchen den Richtigen? Und wie werden sie ungebetene Paarungsanwärter los? *Standard*, 2009. 05. 13. - tudósítás Hettyey Attila és Hoi Herbert kutatásairól.